Beiträge zur Kenntnis der Gattung Pedilanthus.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der Hohen Philosophischen Fakultät

der

Vereinigten Friedrichs-Universität Halle-Wittenberg

vorgelegt von

Alfred Markowski
aus Halle a. S.

Halle a. S.
Buchdruckerei Hohmann.
1912.

Referent: Prof. Dr. G. Karsten.

Tag der mündlichen Prüfung: 22. Juli 1912.

Meinen lieben Eltern
in herzlicher Dankbarkeit gewidmet.

Inhaltsübersicht.

Einleitung 5
Das Material 7
I. Der xerophytische Charakter von Pedilanthus 8
a) Morphologische Eigentümlichkeiten 8
b) Anatomische Eigentümlichkeiten 10
II. Das Cyathium von Pedilanthus 17
a) Erklärung der Zygomorphie 17
b) Das Gyathium als Infloreszenz 34
III. Die Samenanlage von Pedilanthus 41
a) Der Embryosack 41
b) Der Obturator und die Caruncula 46
Zusammenfassung der Resultate 48
Literaturverzeichnis 50

Einleitung.

Die Euphorbiaceen stellen eine der ältesten und interessantesten Pflanzenfamilien vor, die wegen der morphologischen Deutung ihrer Partialinfloreszenzen, der sogenannten „Cyathien" und wegen der damit zusammenhängenden verschiedenen Stellung im System den Grund zu anhaltenden Meinungsverschiedenheiten in den Kreisen hervorragender Forscher gegeben hat. Wenn man auch schließlich heutzutage noch geteilten Ansichten über die richtige Interpretation dieser einzigartigen Infloreszenzen hier und da begegnen sollte, so wird doch gerade in den maßgebenden Kreisen im allgemeinen diese Streitfrage als entschieden betrachtet und zwar zu Gunsten der folgenden Auffassung. Das Cyathium von Euphorbia ist keine Einzelblüte, sondern ein Blütenstand, dessen Hauptachse terminal von einer einzigen weiblichen Blüte abgeschlossen wird und dessen Nebenachsen in der Bildung männlicher, monandrischer Blütenwickel aufgehen. Ferner sind mit H. v. Wettstein „die konstante Eingeschlechtigkeit der Blüten, sowie das Vorherrschen eines apetalen Perianths als ursprüngliche Merkmale und nicht als Ausdruck einer Rückbildung anzusehen." Unter Zugrundlegung dieser Auffassung kann man, wie der soeben zitierte Forscher in seinen „Handbuch der systematischen Botanik", pag. 524 schreibt, innerhalb der großen Familie der Euphorbiaceen das Bestreben beobachten, trotz der Konstanz der Eingeschlechtigkeit ihrer Blüten zu den Vorteilen der Zwittrigkeit zu gelangen und zwar auf dem Wege der Cyathienbildung. Denn tatsächlich gewähren die Cyathien der Pflanze dieselben Vorteile, wie es echte Zwitterblüten tun würden, mit dem

einzigen Unterschiede vielleicht, daß eine Anpassung an gewisse, ganz bestimmte Insekten oder andere Tiere, welche sonst die Bestäubung zu besorgen pflegen, bei dem herrschenden Bau des Cyathiums auf Schwierigkeiten stößt. Somit ist auch bei der weitaus größten Mehrzahl der Euphorbiaceen nichts dergleichen zu beobachten. Die exponierte Lage der Drüsen auf der Außenseite des Cyathiums nämlich gestattet allen möglichen Insekten jeder Größe und jeder Rüssellänge, sich an dem so offen dargebotenen Honig zu bereichern, ohne daß jedoch gleichzeitig die billige Gegenleistung der Bestäubung dadurch gesichert wäre. So kann es leicht geschehen, daß kleine Insekten wohl den Honig verzehren, aber die Befruchtung nicht vermitteln, da sie infolge ihrer geringen Größe gar nicht mit den Antheren und Narben des Cyathiums in Berührung kommen. Diesen Nachteil des Cyathiums kann man z. B. deutlich an Poinsettia pulcherimma, einer unserer stattlichsten Gewächshaus-Euphorbiaceen, konstatieren. Die etwa erbsengroßen Cyathien dieser Pflanze sind nur mit einer einzigen solchen Drüse begabt, die trichterförmig ausgestaltet und lebhaft gelb gefärbt ist. In diesen Trichter zwängen sich kleine Ameisen mit dem größten Teile ihres Körpers hinein und naschen den Honig, um dann alsbald das Cyathium wieder zu verlassen, ohne überhaupt in den Bereich der lang herausspreizenden männlichen Blüten gelangt zu sein. Da also eine den gut angepaßten Insektenblüten entsprechende Einrichtung den meisten Cyathien fehlt, ist es um so interessanter, festzustellen, daß es einer Euphorbiaceen-Gattung doch gelungen ist, in der Nachahmung regelrechter Einzelblüten soweit vorzudringen, daß auch der eben charakterisierte Nachteil vermieden und eine Anpassung an bestimmte Tiere erreicht wird, wodurch schließlich also die Befruchtung gesicherter ist, als bei irgend einer der übrigen Gattungen. Dies ist die der Tropenregion Amerikas angehörige Gattung Pedilanthus, die in der zygomorphen Ausgestaltung ihrer Cyathien unter den Euphorbiaceen einzigartig dasteht.

Das Material.

Das bei den im Nachstehenden beschriebenen Untersuchungen verwendete Material war ein gut erhaltenes Alkoholmaterial, das mir Herr Professor Dr. Karsten zur Verfügung stellte und welches die zu studierenden Verhältnisse klar erkennen ließ. Außerdem war dasselbe für anatomische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen insofern ganz besonders geeignet, als es zwei Spezies aus zwei verschiedenen Gruppen der Gattung Pedilanthus enthielt, was mir an der Hand von De Candolle's „Prodromus" festzustellen möglich war; und zwar liegt in der einen Art mit einzelständigen, größeren Cyathien die Spezies Pedilanthus Orstedii vor und in der anderen, mit kleineren, in dichten Dichasien stehenden Cyathien die Spezies Pedilanthus ramosissimus. Weiteren charakteristischen Merkmalen und Unterschieden dieser beiden Pflanzen, die mich bei ihrer Bestimmung geleitet haben, wird im Verlauf dieser Abhandlung hinreichend Erwähnung getan werden. Das Habitusbild auf Taf. I, Fig. 1 ist nach Herbarienmaterial gezeichnet, welches mir Herr Professor Dr. Stahl zu Vergleichszwecken gütigst geliehen hatte. Auch dieses Material habe ich als Pedilanthus Orstedii erkannt, was um so sicherer ist, als dasselbe zu gleicher Zeit und am gleichen Orte gesammelt ist, wie das erwähnte Alkoholmaterial.

I. Der xerophytische Charakter von Pedilanthus.

a) Morphologische Eigentümlichkeiten.

Die Pedilanthus-Arten des zentralen Amerika werden zwar von anderen Euphorbiaceen bei weitem an Ausgeprägtheit und Evidenz ihrer xerophytischen Natur übertroffen, besonders von denjenigen Formen, welche die echten Stammsukkulenten mit früh abfallenden Laubblättern und zu Dornen umgestalteten Nebenblättern darstellen und infolge des Verlustes der meisten ihrer Seitensprosse den kandelaberartigen Cacteen ähneln. Doch hat die hier zu betrachtende Euphorbiaceen-Gattung immerhin so viele charakteristische Merkmale der Anpassung an Trockenheit aufzuweisen, daß auch sie mit Recht zu den Xerophyten gerechnet werden kann. Man könnte bei Pedilanthus noch von einem Uebergangsstadium von mäßiger zu vollendeter xerophytischer Natur sprechen, und gerade deshalb wären die xerophytischen Verhältnisse bei dieser Euphorbiacee interessant.

Fassen wir zunächst die morphologischen Charaktere ins Auge, so sind vielleicht die auf Taf. I und II wiedergegebenen Habitusbilder geeignet, das Hervorstechendste in annähernd anschaulicher Weise zur Kenntnis zu bringen. Betrachtet man zunächst auf Taf. I, Fig. 6 und Taf. II, Fig. 1, die Teile von Pedilanthus ramosissimus darstellen sollen, so wird man bestätigen können, daß die Pflanze lange nicht einen so ausgeprägt xerophytischen Eindruck erweckt, wie etwa Euphorbia canariensis, Euphorbia splendens und ähnliche Stammsukkulenten; obschon man auch bei Pedilanthus eine beginnende Sukkulenz der Stammteile konstatieren kann. Denn die Abbruchstelle des in Fig. 1 auf Taf. II dargestellten Zweigendes

zeigt, daß der Holzzylinder von einer ziemlich dicken Rinde umschlossen ist, von deren fleischiger Beschaffenheit man sich beim Schneiden oder bereits beim Zerdrücken mit den Fingern überzeugen kann. Ein Stammquerschnitt läßt dann genauer erkennen, daß die Dicke der Rinde dem Durchmesser des Zentralzylinders gleichkommt, oder ihn noch um ein Geringes übertrifft. Offenbar ist die Rinde schon dazu übergegangen, die assimilatorische Tätigkeit zu übernehmen; denn die eigentlichen Assimilationsorgane, die Blätter, werden, wie es der Befund beweist, von der Pflanze sehr bald abgeworfen, um die Größe der transpirierenden Fläche zu reduzieren und sich selbst so gegen Wassermangel zu schützen, der ihr in dem trockenen Gebiet, dem sie angehört, dauernd verhängisvoll zu werden droht. So findet man denn auch tatsächlich die Pedilanthus-Pflanzen in demselben gänzlich oder fast gänzlich blattlosen Zustande an ihren Standorten auf, wie es in den betrachteten Habitusbildern zur Wiedergabe gelangt ist. Eine Beschränkung der transpirierenden Fläche ist zweifellos auch in einer weiteren Eigentümlichkeit dieser Pflanzen zu erblicken, die schon vor dem Abwerfen der Blätter eintritt, deren Wirkung aber augenscheinlich noch nicht hinreichend ist, sodaß die Pflanze zu dem wirksameren Mittel des Laubwerfens genötigt ist: Betrachtet man nämlich die Blattnarben an den Stammteilen in ihrer Aufeinanderfolge, so kann man unschwer feststellen, daß die beiden in Rede stehenden Pedilanthus-Spezies in einer Blattstellung übereinstimmen, bei welcher zur völligen Beblätterung die Pflanze die möglichst geringe Anzahl von Blättern zur Verwendung kommt, nämlich in strenger $^1/_2$-Stellung mit ziemlich langen Internodien. Auch scheinen die meist senkrechte, dem Stamm eng anliegende Haltung und nicht zuletzt die ansehnliche Dicke der Blätter, sowie die scharf kielartig vorspringende Beschaffenheit des Mittelnervs weitere Schutzmaßregeln gegen zu großen Wasserverlust zu sein, die aber ebenfalls zur Erlangung des erforderlichen Transpirationsminimums nicht so wesentlich beitragen, wie der erwähnte Laubverlust. Erwähnenswert, obgleich selbstverständlich, ist es

ferner, daß die soeben beschriebene strenge $^1/_2$-Stellung der Blätter die gleiche Anordnung der Achselsprosse im Gefolge hat, sodaß danach das gesamte Verzweigungssystem einer Pflanze mehr oder minder in eine Ebene verlegt erscheint. Schließlich verdient als morphologische Eigentümlichkeit noch ein Punkt Hervorhebung, der bei Euphorbiaceen ausgeprägteren xerophytischen Charakters ganz besonders in den Vordergrund tritt um, wie schon gesagt, deren kandelaberartigen Habitus bedingt: nämlich das Abwerfen der Seitensprosse. Dieser Prozeß ist auch für Pedilanthus zu konstatieren. Wie Taf. I Fig. 1 darstellt, sind die meisten Seitensprosse abgeworfen und fast nur noch solche erster Ordnung erhalten.

---

b) Anatomische Eigentümlichkeiten.

Das xerophytische Charakterbild der Gattung Pedilanthus wird nun wesentlich ergänzt durch die Ergebnisse anatomischer Untersuchungen, die die angeführten morphologischen Eigentümlichkeiten noch verständlicher machen, andererseits aber auch neue Merkmale der xerophytischen Lebensweise aufdecken, die mit bloßem Auge nicht wahrnehmbar sind.

Wenn wir im vorigen Abschnitt aus der Dicke und der fleischigen Beschaffenheit der Rinde den Schluß zogen, daß diese an Stelle der abgeworfenen Laubblätter die Assimilation übernommen haben dürfte, so kann die mikroskopische Betrachtung eines Stammquerschnitts diese Folgerung nur noch bekräftigen. Denn das Parenchym dieser dicken Rinde zeigt sich bis zum Holzzylinder hin, besonders aber in den palisadenartigen Zellen dicht unter der Epidermis reichlich mit Chloroplasten angefüllt, deren Untersuchung mit den gebräuchlichen Jodlösungen einen großen Stärkereichtum verrät. Das Chlorophyll selbst, welches die hier gespeicherten Assimilate erst geschaffen hatte, ist natürlich infolge der jahrelangen Aufbewahrung in absolutem Alkohol herausgelöst. Auch die andere wichtige und notwendige Vorbedingung für die assimilatorische Tätigkeit, das Vorhandensein einer ansehnlichen Zahl funktionskräftiger Spaltöffnungsapparate in der Epidermis des Stammes,

konnte festgestellt werden. Jedoch lassen diese Spaltöffnungen garnicht oder kaum merklich die vielen anderen Xerophyten eigentümliche Einsenkung zur Herstellung eines windstillen Raumes über den Schließzellen erkennen. Wo dieselbe indessen auftritt, werden die umliegenden Epidermiszellen zu ihrer Bildung herangezogen. Den Blättern dagegen fehlen solche Einsenkungen gänzlich; ihre Stomata bleiben mit der Epidermis in gleicher Höhe. Zu diesen bisher aufgezählten xerophytischen Merkmalen des Stammes von Pedilanthus wäre nur noch die ziemlich dicke Cuticula hinzuzufügen und der graugrüne Wachsüberzug, der aber keine bestimmten Konfigurationen zeigt, sondern in amorphen Schuppen der Cuticula aufgelagert ist, wie es das trockene Material zeigt.

Interessanter als die Betrachtung des Stammes gestaltete sich die anatomische Untersuchung der Blätter und ihrer Achselsprosse. Daß nicht allein die Laubblätter, sondern auch der größte Teil der in ihren Achseln entstehenden Seitensprosse abgeworfen wird, war schon hervorgehoben worden. Hier ist nun zu zeigen, wie sich der Vorgang bei mikroskopischer Betrachtung darstellt: Wie der Verlust der Blätter zustande kommt, braucht nicht ausführlicher beschrieben zu werden; wie beim Laubfall ganz allgemein, tritt auch hier, nachdem die sitzenden Blattorgane eine bestimmte maximale Größe erreicht haben, an ihrer Basis eine Trennungsschicht auf, d. h. mehrere Reihen von Parenchymzellen treten in einen Teilungsprozeß ein, die Mittellamellen der entstehenden Zellwände verquellen, die Zellen selbst runden sich ab und verkorken schließlich, nachdem auf diese Weise das Blatt den Zusammenhang mit dem Stamm verloren hat. Wichtiger dagegen ist es, den Vorgang zu studieren, welcher zum Abwerfen der in den Blattachseln angelegten Seitensprosse führt. Ueber den gleichen Vorgang bei Euphorbia splendens berichtet Xaver Wetterwald[1] folgendes:

[1] Wetterwald, Xaver: Ueber Blatt- und Sproßbildung bei Euphorbien u. Cacteen, Einzelabhdl. d. Nova acta d. Kaiserl. Leopold.-Carol. Deutsch. Akad. Bd. 53 No. 4 Halle 1889 pg. 382—440.

„Die Mehrzahl der Achselsprosse erfährt keine Ausbildung, sondern stellt nach Anlage von fünf Laubblättern das Wachstum ein. Inzwischen fallen die Laubblätter ab, und der Sproß wird so seines Schutzes beraubt. Es bildet sich aber jetzt auf der Blattnarbe eine Korkschicht, welche die umliegende Epidermis, dann aber auch die äußersten Blätter des Achselsprosses ergreift und denselben mit einer schützenden Hülle

Fig. 1. Bildung der Trennungsschichten an Blatt und Achselsproß.

überzieht, die sich jedoch auf seine Kosten vergrößert, immer tiefer greift, sich auch auf die jungen Blätter ausdehnt und zuletzt auch den Vegetationskegel erfaßt, sodaß auch dieser in totes Korkgewebe umgewandelt wird.“

Diese Stelle in Wetterwald's Arbeit war es besonders, die mich auf eine genauere Untersuchung dieses Sproßverlustes bei Pedilanthus hinwies. Leider aber konnte ich an dem mir zur Verfügung stehenden Material nur ein einziges, voll ausgebildetes, aber noch am Stamm sitzendes Blatt mit einem Achselsproß geeigneten Alters auffinden. Der Längsschnitt aber, den ich durch Blatt, Achselsproß und Stamm legte, läßt nun, wie ich glaube annehmen zu dürfen, doch sehr deutlich die Ursache des Abwerfens der Achselsprosse bei Pedilanthus erkennen. Diese scheint jedoch von dem von Wetterwald bei Euphorbia splendens beschriebenen Vorgang wesentlich verschieden zu sein. Während bei E. splendens laut obiger Beschreibung die Achselsprosse sich soweit entwickeln, daß sie bis zur Anlage des fünften Laubblattes schreiten und auch dann nach Verlust des schützenden Tragblattes sich noch eine Zeitlang erhalten, bis sie schließlich von der um sich greifenden Korkbildung der Blattwunde erfaßt und zerstört werden, so geht bei Pedilanthus der junge Achselsproß höchstwahrscheinlich gleichzeitig mit dem Laubblatt, in dessen Achsel er steht, verloren, also noch ehe er annähernd zu ähnlicher Entfaltung kommt, wie die Achselsprosse von Euphorbia splendens. Diese Deutung muß das Bild des Längsschnittes durch Blattbasis und Achselsproß nahelegen. Man kann eine Trennungsschicht, wie sie an der Blattbasis auftritt, auch am Grunde des noch sehr jungen Achselsprosses entdecken und es wäre nicht undenkbar, daß zwischen der Trennungsschicht des Blattes und derjenigen des Sprosses ein genetischer Zusammenhang bestünde. (siehe Fig. 1).

Bevor ich mich aber von der Betrachtung der xerophytischen Merkmale abwende, muß ich noch einmal näher auf die Blätter von Pedilanthus eingehen, bei deren Untersuchung ich auf eine auffallende Eigentümlichkeit stieß, die besonders geeignet ist, die xerophytische Natur der zu behandelnden Euphorbiaceen-Gattung zu charakterisieren. Es handelt sich hierbei um den Spaltöffnungsapparat. Von in Wasser aufgeweichten Blättern verschiedenen Alters wurden Stücke der Epidermis der Ober-

wie Unterseite abgezogen und mikroskopisch betrachtet. Dabei stellte sich eine merkwürdige Tatsache heraus: Die Epidermis der Oberseite eines ziemlich ausgewachsenen Blattes, von welchem die Fig. 2 ein Stück wiedergibt, zeigte neben normalen Spaltöffnungen mit wohlausgebildeten, ovalen und von Chloroplasten erfüllten Schließzellen, auch solche mit anomal gestalteten

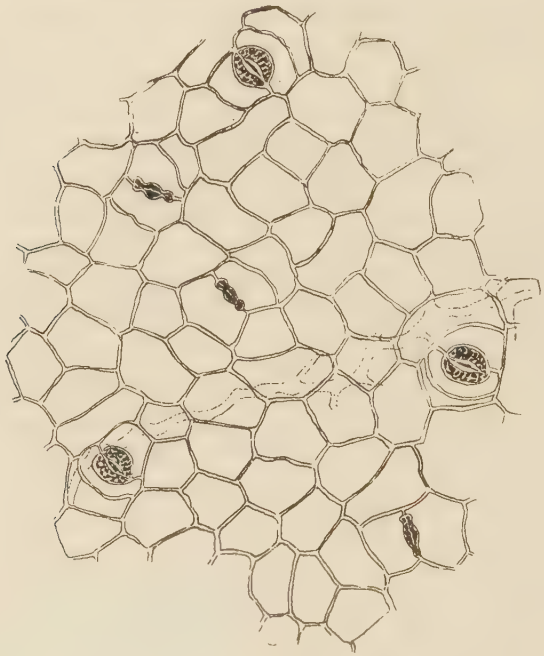

Fig. 2. Blattoberfläche mit normalen und unentwickelt gebliebenen Spaltöffnungen.

Schließzellen, die die ovale Rundung nicht zeigten, vielmehr etwa einer dreiteiligen Biskuitform vergleichbar waren; und zwar konnten breitere, noch annähernd normale und schmalere, bis zu ganz schmalen, biskuitförmigen, wie sie die Fig. 2 zeigt, unterschieden werden, sodaß zwischen normalen und ganz abnormen, offenbar funktionslosen Spaltöffnungsapparaten alle Uebergangsformen zu konstatieren waren. Die große Mehrheit dieser Abnormitäten war jedoch so gestaltet, wie sie

die Fig. 2 zeigt, also schmal und biskuitförmig. Diese selbe Erscheinung konnte, wie zu erwarten stand, in noch ausgedehnterem Maße auf der Blattunterseite beobachtet werden und zwar auch bei noch ziemlich jungen Blättern. Da diese schmalen Stomata, trotz des geringen Lumens ihrer Schließzellen, einen Inhalt führten, so suchte ich mich von dessen Natur zu überzeugen. Die Vermutung, daß auch in den anormalen Spaltöffnungsschließzellen Chloroplasten mit aufgespeicherter Stärke enthalten seien, bestätigten wiederum die mikrochemischen Untersuchungen mit den üblichen Jodlösungen: Die Einschlüsse der normalen, sowie nicht normalen Schließzellen färbten sich tiefschwarz (wie es in die Fig. 2 eingetragen ist), sodaß sich die Zellwände dieser anomalen Schließzellen und die zwischen beiden liegende Membranlamelle abhoben. Einen deutlichen Spalt konnte ich bei keiner dieser Spaltöffnungen in ihrer Trennungslamelle feststellen, vielmehr erweckte es bei der großen Mehrzahl den Eindruck, als seien die beiden Schließzellen mit ihren oberen Verdickungsleisten fest miteinander verwachsen. Mit derselben Deutlichkeit traten beim Herauslösen des Inhaltes der Stomata mit Kalilauge die Zellwände in Erscheinung.

Gehen wir nunmehr zur Interpretation dieser Sondergebilde über, so kann wohl nichts näher liegen, als diese abnormen Spaltöffnungen als Reduktionsprodukte der normalen Stomata anzusprechen, sie als „rudimentäre Spaltöffnungen“ im ontogenetischen Sinne, als „reduzierte Spaltöffnungen“ im phylogenetischen Sinne aufzufassen. Porsch[1], der in dem Spaltöffnungsapparat ein „ausgezeichnetes phyletisches Merkmal“ erblickt, hat solche „reduzierten Spaltöffnungen an Stätten ehemaliger Assimilationstätigkeit“ bei einer Reihe anderer Pflanzen ausführlich beschrieben und aus dem Vorkommen solcher anomalen Organe phylogenetische Schlüsse gezogen, worauf ich an dieser Stelle hinweise.

---

[1] Otto Porsch, Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie. 1905.

Vergleichsweise untersuchte ich im Anschluß hieran noch andere xerophytische Pflanzen, die mir im hiesigen botanischen Garten zugängig waren, auf ein eventuelles Vorkommen solcher reduzierten Spaltöffnungen hin, z. B. E. splendens, E. dendroides, Kleinia u. a., konnte aber ähnliche Gebilde nur bei Euphorbia splendens und zwar in weit geringerer Häufigkeit feststellen.

Zum Schluß möchte ich nicht unerwähnt lassen, daß außer den ausführlich beschriebenen reduzierten Spaltöffnungen noch Epidermiszellen von Schließzellengestalt zur Beobachtung gelangten, die wohl kaum anders zu deuten sind, als daß die Anlage von Spaltöffnungsapparaten bis zur ovalen Abrundung der inhaltführenden Zelle vorgedrungen war, daß aber dann die letztere, noch ehe sie zur Teilung in die beiden Schließzellen schreiten konnte, ihres Inhaltes verlustig ging und zu einer gewöhnlichen, nur abweichend gestalteten Epidermiszelle wurde.

II. Das Cyathium von Pedilanthus.

a) Erklärung der Zygomorphie.

Wie bereits hervorgehoben, haben Pedilanthus ramosissimus sowohl wie Pedilanthus Orstedii eine streng durchgeführte $^1/_2$-Stellung ihrer Blätter. Bei Pedilanthus ramosissimus nun kann man feststellen, daß an den Dichasien diese sonst durchaus streng eingehaltene Blattstellung allmählich zu einer kleineren Divergenz übergeht. Die aufeinanderfolgenden Blattnarben und mit ihnen die in den Infloreszenzen erhalten gebliebenen Achselsprosse und -sprößchen stehen nicht mehr genau um 180^0 voneinander entfernt, sondern nähern sich in der der Hauptachse abgewendeten Richtung. Diese Verminderung der Divergenz schreitet in den einzelnen Verzweigungen der Dichasien allmählich fort, bis sich genau der Winkel 144^0, also $^2/_5$-Stellung konstatieren läßt; und zwar derart, daß, — wie das in Fig. 3 gegebene Schema veranschaulichen soll —, an dem jedesmaligen Achselsproß das auf das Tragblatt zunächst in der rechtswindenden Spirale folgende Blatt samt seinem Achselsproß regelmäßig ausfällt und von den nun folgenden Blättern und Achselsprossen nur immer je zwei auf der kurzen Achse Platz finden. Des Weiteren läßt sich ein fortschreitendes Kürzerwerden der Internodien, nach den Enden der Dichasialzweige zu erkennen, bis der Abstand der Knoten sich schließlich in den Cyathien selbst dem Werte Null nähert. So ist also ein allmählicher Uebergang der Laubblätter zu den Involukralblättern vorhanden. Für die Entwicklungsfolge der letzteren läßt sich daraus der Schluß ziehen, daß sie genau nach der $^2/_5$-Ordnung fortschreitet, wie dies auch bei den Cyathien der anderen Euphorbiaceen der Fall ist. Von Wichtigkeit würde

es nun sein, irgend welche morphologischen, anatomischen oder entwicklungsgeschichtlichen Eigentümlichkeiten aufzufinden, die geeignet wären, zu erweisen, daß — wie allerdings für alle Euphorbiaceen schon längst allgemein anerkannt ist — nun tatsächlich in den Cyathien nichts anderes zu erblicken ist, als die Fortsetzung dieser Dichasien, d. h. Partialinfloreszenzen der größeren „Cyma dichotoma“. Diese Partialblütenstände

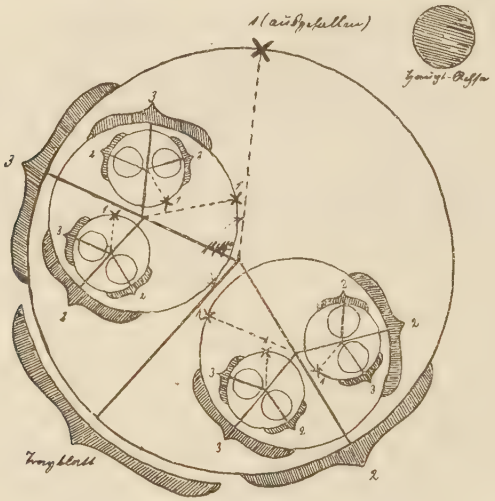

Fig. 3. Grundriß eines Dichasiums.
X-Stelle, wo die Anlage des Blattes und seines Achselsprosses unterblieben ist.

wären dann von der Gesamtinfloreszenz nur dadurch verschieden, daß sie im Gegensatz zu dieser ihre Blätter als sogenannte Involukralblätter behalten und besonders blütenähnlich, nämlich zygomorph ausbilden. Ehe ich aber zu derartigen Betrachtungen übergehen kann, ist es notwendig, die soeben angedeutete Zygomorphie des Pedilanthus-Involukrums klarzustellen, da diese es ist, welche die bei anderen Euphorbiaceen-Cyathien so klare Fünfstrahligkeit verwischt.

Das hervorstechendste Merkmal, welches das Cyathium von Pedilanthus als zygomorph erscheinen läßt, ist ein eigentümliches sack- oder taschenförmiges Gebilde, welches die 4

Drüsen, die bei den übrigen Euphorbiaceen in den Zwischenräumen der Involukralblattzipfel zu liegen pflegen, vollständig umschließt. Aus diesem Grunde möchte ich dieses Gebilde, welches von anderen Autoren abwechselnd als „Oberlippe", oder, wie von Baillon, als „Sporn (éperon)" und „Buckel (gibbon)" bezeichnet wird, „Drüsentasche" nennen und seinen oberen, sich verjüngenden, aufklappbaren Abschnitt als die „Klappe" dieser Tasche bezeichnen. Diese Drüsentasche ist nun an dem Involukrum derart orientiert, daß die einzige Ebene, welche das letztere in zwei spiegelbildlich gleiche Hälften zerlegt, durch die Mittellinie der Klappe hindurchgeht. Am gegenüberliegenden Ende durchschneidet dann die Symetrieebene die Verwachsungsstelle der beiden großen Involukralblätter, die übrigens mit der erwähnten Drüsentasche zusammen fast allein die äußere Ansicht des Involukrums ausmachen, den Stylus mit der dreiteiligen Narbe und wenige Antheren nicht zu vergessen, welche oben aus dem protogynen Cyathium heraussehen. Von den drei noch im Innern des Involukrums liegenden Blättern bekommt man erst dann eine vollständige Ansicht, wenn man die Drüsentasche abschneidet, oder wenigstens die Klappe derselben ganz weit herunterbiegt. Dann zeigen sich auch die 4 Drüsen auf dem Grunde der Tasche, die drei inneren Involukralblätter aber erweisen sich als lange, schmale, im oberen Teile häutige Blattgebilde, die nach der Basis zu dick und fleischig werden und so zueinander gestellt sind, daß das mittlere zum Teil von den Rändern der beiden äußeren gedeckt wird. Die Ebene dieser inneren Involukralblätter steht etwa senkrecht auf der Symetrieebene des gesamten Cyathiums (vergl. die Fig. 2, 4, und 5 auf Taf. I, Fig. 7 auf Taf. II und die Textfigur 8, Seite 39). Ein Querschnitt durch dessen unteren Teil zeigt mithin zwei Hohlräume, den einen, welcher von der Drüsentasche und den drei inneren häutigen Blättchen gebildet wird, und einen anderen, den die letzteren und die beiden großen, äußeren Involukralblätter umschließen. Im ersteren liegen, wie schon der Name andeutet, die vier Drüsen, im letzteren dagegen fünf radialgestellte Wickel männlicher

Blüten, die die eine weibliche Blüte umstellen. Wie ist nun diese eigentümliche Drüsentasche, welche fast allein für die Zygomorphie des Pedilanthus-Involukrums verantwortlich zu machen ist, morphologisch zu deuten?

Betrachten wir zunächst die Erklärung, die Baillon[1] hierfür gibt, so erkennen wir, daß dieser Forscher das Cyathium von Pedilanthus als eine monochlamydeische, polyandrische Einzelblüte ansieht, deren Polyandrie aus einer ursprünglichen Anlage von einem fünfteiligen Andröceum hervorgegangen sei und zwar, wie er sagt, durch „dédoublement" der einzelnen Anlagen. Wenn Baillon überhaupt die Cyathien sämtlicher Euphorbiaceen, mit der einzigen Ausnahme von Anthostema. als „Einzelblüten" und nicht als „Blütenstände gedeutet wissen will, so muß er eine derartige Auffassung bei dem durch die Zygomorphie so außerordentlich blütenähnlich gewordenen Cyathium von Pedilanthus zweifellos erst recht vertreten und so scheut er auch keineswegs vor dem Entwurf eines Diagramms dieser „Einzelblüte" zurück, das die eigenartige Zusammensetzung enthält: sechs Kelchblätter, vier Drüsen, ein fünfteiliges Andröceum und ein dreiteiliges Gynöceum (siehe sein Diagramm Pl. III., Fig. 11). Uns interessiert hier jedoch zunächst nur das Involukrum, der „Kelch" Baillon's

---

[1] Baillon: Étude générale du groupe des Euphorbiacées. Paris 1858: „Périanthe calicinal coloré, irrégulier, à six divisions inégales, soudées inférieurement en un tube continu, gibbeux du côté de l'axe. Devenues libre vers leur partie supérieure, les disisions du périanthe sont: un premier sépale plus court que les autres, obtus, trilobé vers son sommet, tout à fait extérieur et placé du côté de l'axe; c'est lui qui à sa base devient gibbeux et tend à former un éperon court et obtus. Deux autres sépales, plus grands, antérieurs superposés à la bractée florale sont recouverts par le sépale précédent et s'impriquent entre eux de telle façon que l'un est tout à fait intérieur, l'autre moitié revouvert, moitié recouvrant. Les trois autres sépales beaucoup plus petits, plus intérieurs, sont réduits à trois languettes, l'une superposée au sépale 1 est située par conséquence du côté de l'axe . . . .

Dieses ist nach dem Diagramm sechsteilig; somit — und das ist zunächst das Wichtige — kommt nach Baillon's Ansicht der Drüsentasche („éperon") die Natur eines selbständigen den übrigen fünf Involukralblättern („Kelchblättern") äquivalenten Involukralblattes („Kelchblattes") zu. Dieses sei nun zwar derart gestellt, daß es die beiden großen, äußeren Involukralblätter mit seinen Rändern deckt, wie etwa der Firstziegel die Ziegel zu beiden Seiten des Daches. Danach mußte für Baillon dieses „Kelchblatt" dasjenige sein, welches in der Entwickelung von allen übrigen „Sepala" als erstes angelegt wird. Durchaus unverständlich muß es wohl bei dieser Auffassung der Drüsentasche als selbstständiges „Kelchblatt" erscheinen, wie nun die vier Drüsen, die bei anderen Euphorbiaceen in den Zwischenräumen der Involukralblattzipfel liegen, bei Pedilanthus in dem Raum zwischen eben diesem „ersten Kelchblatt" und den drei inneren lanzettförmigen „Kelchblättern" liegen. Es müßten zum Mindesten diese Drüsen dann ganz anderen Ursprungs sein, als die, welche man gewöhnlich an den Cyathien der Euphorbiaceen wahrnimmt; sie dürften den letzteren keineswegs homolog sein. An eine derartige Homologie hat offenbar Baillon auch durchaus nicht gedacht, denn er zeichnet diese Drüsen gar nicht in die Zwischenräume der drei inneren und beiden äußeren Involukralblätter ein, sondern ist sich vielmehr dessen bewußt, eine von den anderen Euphorbiaceen-„Blüten" ganz und gar abweichende Pedilanthus-„Blüte" vor sich zu haben, die auch nicht das Geringste mehr im Bau ihres „Kelches" mit jenen gemein hat.

Ganz anders sind dagegen die Auffassungen, von Warming, Eichler und Pax, die sich außer Baillon meines Wissens allein noch eingehender mit der Frage nach der Deutung der Drüsentasche des Pedilanthus-Involukrums befaßt haben. Die Ansicht Eichler's[1] der mit Warming übereinstimmt, ist die folgende: „Pedilanthus ist durch eine prononcierte Zygomorphie ausgezeichnet. Man kann von derselben am

[1] Eichler, Blütendiagramme 1878 pag. 392, 393.

besten eine Vorstellung gewinnen, wenn man sich die beiden vorderen Involukralblätter von Euphorbia Peplus (siehe seine Fig. 154) bedeutend vergrößert denkt, die drei hinteren mit ihren Drüsen dadurch auf die Rückseite zusammengeschoben und die Drüsen nun gestützt durch eine pantoffelförmiges Anhängsel (Oberlippe der Beschreibungen) (Drüsentasche A. M.) analog denen, die wir auch bei gewissen Euphorbien kennen lernten, nur daß sie hier entsprechend den einzelnen Drüsen gesondert bleiben.“ Und dazu gibt Eichler noch die Randbemerkung: „Im Uebergange zu dieser Sonderung ist das Anhängsel bei manchen Pedilanthus-Arten zwei- bis dreiteilig.“

Ganz ähnlich klingt die Ansicht Pax's[1]: „Einzelne Euphorbia-Arten gliedern auf der Außenseite ihrer Drüsen petaloide Anhängsel aus, welche an Größe und intensiver Färbung die Drüsen selbst bedeutend übertreffen. Von solchen Formen kann man endlich Pedilanthus ableiten. Denkt man sich das regelmäßige Cyathium von Euphorbia unregelmäßig, die beiden vorderen Involukralblätter größer, die drei hinteren kleiner und stärker genähert und die letzteren auf der Außenseite der stark zusammengerückten Drüsen pantoffel- oder sackförmig ausgebildet, dann erhält man das Cyathium von Pedilanthus.“

Entgegen Baillon, der, wie oben dargelegt wurde, in dem „Sporn“ ein selbstständiges, äußeres, drittes — oder vielmehr erstes — Involukralblatt erblickte, sprechen also Eichler, sowie Warming und Pax diesem in Rede stehenden Gebilde die selbständige Natur eines den anderen Involukralblättern äquivalenten Blattes ab und halten es — dies geht klar aus der Eichler'schen und, falls ich richtig verstanden habe, auch aus der Pax'schen Ausführung hervor — für eine Ausgliederung des Involukrums, die denen homolog sei, welche bei gewissen Euphorbiaceen, wie z. B. Euphorpia marginata (Fig. 6), auftreten. Da ich bei Betrachtung des Pedilanthus-

[1] Engler-Prantl: Natürliche Pflanzenfamilien III. Teil 5. Abteilung pag. 7.

Cyathiums ebenfalls die Ueberzeugung gewann, das Baillon nicht recht hat, wenn er von der Drüsentasche als von einem selbstständigen Gebilde spricht, da ferner Eichler und Pax wohl die gleiche Auffassung aussprechen, aber die Beweise für ihre Ansicht schuldig bleiben oder doch wenigstens nicht mitgeteilt haben, so werde ich im Folgenden die Ergebnisse meiner Untersuchungen näher anführen, durch die ich der Ansicht wurde, daß die Drüsentasche als eine bloße sekundäre Ausgliederung des Involukrums anzusprechen ist. Und zwar möchte ich hier meine Beobachtungen über das Cyathium von Pedilanthus Orstedii mitteilen, da diese Spezies sich durch besonders große Cyathien auszeichnet, an denen die einzelnen Verhältnisse daher mit besonderer Klarheit erkennbar sind. Ein solches Cyathium wurde mit dem Rasiermesser nach seiner Symetrieebene gespalten, sodaß ich daß in Fig. 4 auf Tafel I wiedergegebenen Bild erhielt. An dem derartig halbierten Cyathium konnte schon mit

Fig. 4. Längsschnitt durch die Ansatzstelle der Drüsentasche, um den Gefäßbündelverlauf zu zeigen. (Weitere Erklärungen im Text S. 24).

unbewaffnetem Auge eine auffällige Erscheinung wahrgenommen werden. Es erweckte nämlich den Eindruck, als ob die eigenartige Ausgliederung des Involukrums, welche die Drüsen umschlossen hält, aus dem Verschmelzungsprodukt zweier Schichten gebildet würde, von denen die äußere vom unteren Teile des Involukrums, die innere Schicht dagegen

von der Basis der drei inneren Involukralblätter ihren Ursprung nimmt. Beide Schichten sind noch eine Strecke weit zu verfolgen, bis sie schließlich in der Klappe der Drüsentasche ineinander übergehen, diese aber dadurch im Querschnitt umso dicker und massiver erscheinen lassen. Um mich zu überzeugen, inwieweit dieser Eindruck und die daraus entspringende Vermutung einer Zweischichtigkeit der Drüsentaschenwand sich bestätigen ließe, führte ich einen dünnen Schnitt durch die Stelle, wo die Wand der Drüsentasche mit ziemlich breiter Basis an das Involukrum ansetzt und betrachtete denselben mikroskopisch (Fig. 4). Dabei stellte sich heraus, daß die aus den drei inneren Involukralblättern kommenden Gefäßbündel nicht direkt nach dem Grunde des Involukrums und schließlich in den Stiel des Cyathiums laufen, sondern auf ihrem Wege dorthin — oder besser von dort — eine Ablenkung erfahren derart, daß sie, an der Ansatzstelle der Drüsentasche angelangt, in deren Wand hineinlaufen und aus derselben zurückkehren, um dann ihren eigentlichen Lauf fortzusetzen; oder anders — wie mir scheint, richtiger — ausgedrückt: Die Gefäßbündel, welche in der Wand der Drüsentasche verlaufen, sind in der Weise aufzufassen, als seien die vom Grunde des Involukrums aufsteigenden Fibrovasalstränge, statt geradewegs in die Spitzen der Involukralblätter zu laufen an der Ansatzstelle der Drüsentasche nach außen geknickt und zwar dermaßen scharf, daß sie im späteren Verlauf innerhalb der Taschenwand, in der geführten Schnittebene gesehen, zu einem Strang verschmelzen. Um diese Auffassung von der Entstehung und morphologischen Deutung der Drüsentaschengefäßbündel und mithin der Drüsentasche selbst, nämlich als Ausbuchtung des unteren Teiles der Cyathiumhülle, zu veranschaulichen, lasse ich an dieser Stelle einige theoretische Konstruktionsfiguren folgen, (Fig. 5 a - e), die auf nichts weiter Anspruch erheben, als der Verdeutlichung zu dienen. Dies aber geht aus den erhaltenen Schnitten wohl hervor, daß es sich tatsächlich bei der Drüsentasche von Pedilanthus, bei dem „ersten Kelchblatt“ Baillon's,

nicht um ein selbständiges Gebilde handelt, sondern nur um eine sekundäre Ausgliederung des Involukrums. Ob damit gleichzeitig auch die Ansichten von Eichler, Warming und Pax bestätigt sind, bedarf jedoch noch weiterer Untersuchungen.

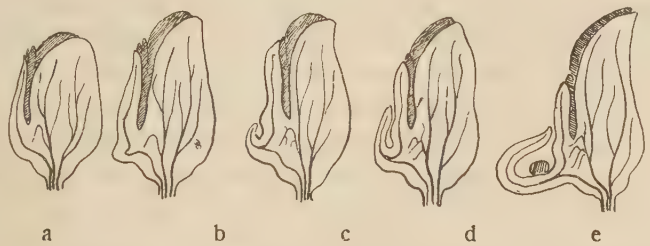

Fig. 5. Schematisierte Darstellung der Entstehung der Drüsentasche und der in ihrer Wand verlaufenden Gefäßbündel.

Wie aus den oben angeführten Stellen aus Eichler's Diagrammen und Pax's Beschreibung im Engler-Prantl zu ersehen ist, halten die genannten Forscher dafür, daß die Drüsentasche ein den petaloiden Drüsen-Anhängseln anderer Euphorbiaceen (z. B. S. 26, E. marginata, Fig 6) homologes Gebilde sei, von welch letzteren Pax sagt, daß sie an Größe und Färbung die Drüsen bedeutend übertreffen und zwischen denen selbst und unserer Drüsentasche Eichler bei denjenigen Pedilanthus-Arten einen Uebergang zu erblicken sich berechtigt glaubt, die eine zwei- resp. dreiteilige Drüsentasche aufzuweisen haben. Auf diese letztere Ansicht, die Eichler in der schon zitierten Randbemerkung ausspricht, möchte ich zunächst näher eingehen. Auch für die jetzt folgenden Untersuchungen war wieder das Cyathium von Pedilanthus Orstedii besser geeignet, als dasjenige der anderen Art; denn dieses stattliche Cyathium besitzt eine Drüsentasche, die, wie die Figuren 3 und 5 auf Taf. 1 zeigen, deutlich dreibuchtig ist. Im Innern dieser Drüsentasche aber liegen vier wohlentwickelte Drüsen (Taf. II, Fig. 7). Wenn tatsächlich in dieser Dreibuchtigkeit der Drüsentasche eine sich noch geltend machende Abhängigkeit von den Drüsen zu erblicken wäre, die drei Teile also als drei

ursprünglichgetrennte, jetzt aber miteinander verwachsene, „petaloide Drüsenanhängsel“ anzusprechen wären, die denjenigen von Euphorbia marginata (Fig. 6) u. a. homolog sein sollen, so müßte wohl erwartet werden, daß dann diese dreiteilige Drüsentasche drei Drüsen enthielte; und zwar müßten analog den genannten „petaloiden Anhängseln“ diese drei Buchten so angeordnet sein, daß je ein Teil genau, unter je eine Drüse zu liegen käme, resp. je eine Bucht eine der Drüsen in ihre Höhlung einschlösse. Dem ist aber durchaus nicht so: Die Drüsentasche von Pedilanthus Orstedii enthält trotz ihrer Dreibuchtigkeit vier Drüsen und zwar in solcher

Fig. 6. Euphorbia marginata.
Längsschnitt durch das Involukrum (nach Pax).
p petaloide Drüsenanhängsel. d Drüsen.

Anordnung, daß je eine Drüse auf den beiden scharf ins Innere vorspringenden Furchen, welche die drei Buchten voneinander scheiden, sich aber auch noch eine Strecke weit nach oben erstrecken, befestigt ist; also nicht auf je einem der Teile, sondern zwischen je zwei von ihnen. Die beiden noch übrigbleibenden Drüsen liegen zu beiden Seiten der ersteren. Sonach, scheint mir, könnte wohl kaum die Annahme Eichler's zu Recht bestehen, daß diese Dreiteiligkeit der Drüsentasche eine Uebergangsform darstelle, die auf die noch nicht verwachsene Ausgangsform zurückdeute und eben dadurch die Ableitung des in Rede stehenden Gebildes aus den Drüsenanhängseln stütze. Aber noch eine weitere Erwägung erscheint

mir zur Klärung der vorliegenden Frage geeignet: Wenn man sich die im Engler-Prantl III. 5. in Fig. 69 B—G dargestellten Cyathien mit solchen „petaloiden Anhängseln", vor allem die Figur 69 D des Längsschnittes durch das Cyathium von Euphorbia marginata (siehe Fig. 6) mit der Ueberlegung ansieht, wie wohl der Gefäßbündelverlauf in einem derartigen Anhangsgebilde beschaffen sein könnte, so, glaube ich, kann man wohl nur zu der Ansicht kommen daß Seitenzweige der in dem betreffenden Involukralblatt verlaufenden Gefäßbündel in das petaloide Anhängsel eintreten (Fig. 6), nicht aber, daß — wie es bei der Drüsentasche von Pedilanthus der Fall ist — die Gefäßbündel des betreffenden Hüllblattes selbst in das Anhängsel unter der Drüse eintreten und dann wieder aus demselben zurückkehren. Die genannten Ausgliederungen bei Euphorbia marginata und anderen sind sonach recht eigentlich „Anhängsel", während nach meinem Empfinden für ein derartiges Organ, wie es die Drüsentasche der Pedilanthusarten ist, dieser Name kaum paßt. Leider standen mir bei meinen Untersuchungen von solchen mit Drüsenanhängseln begabten Euphorbiaceen keine Cyathien zur Verfügung, um Genaueres über den Gefäßbündelverlauf innerhalb dieser Anhängsel vergleichsweise angeben zu können. Jedenfalls aber dürfte es sehr unwahrscheinlich sein, daß diese Gebilde auf die gleiche Weise, als eine zunächst hohle, dann mit fortschreitendem Wachstum des Lumens entbehrende Aussackung des Involukrums entstanden gedacht werden können, wie es für die Drüsentasche von Pedilanthus notwendige Annahme ist.

Noch möchte ich nicht unerwähnt lassen, daß in dem letzten Teile der mir allerdings leider nicht ganz klar gewordenen Pax'schen Ableitung des Pedilanthus-Cyathiums es so scheinen kann, als wäre die Drüsentasche eine Umgestaltung oder Ausgliederung nur der drei inneren Involukralblätter, denn es heißt in der bereits angeführten Stelle (s. o.): „und die letzteren auf der Außenseite der stark zusammengerückten Drüsen pantoffel- oder sackförmig ausgebildet . . ." Im Anschluß daran möchte ich meine weiteren Untersuchungen über diesen Gegen-

stand darlegen, die mich zu dem Ergebnis geführt haben, daß die Drüsentasche eine Bildung weder der Drüsen — wie es ebenfalls nach dem Pax'schen Text scheinen könnte —, noch allein der drei inneren Involukralblätter ist, sondern von dem gesamten Involukrum erzeugt wird, und nicht zuletzt auch von den beiden großen, äußeren Involukralblättern. Zunächst muß schon die bloße äußerliche Betrachtung des intakten Cyathiums (Taf. I, Fig. 2) diese Auffassung als sehr wahrscheinlich erkennen lassen, da ein Uebergang der großen Involukralblätter in die Drüsentasche unverkennbar ist; wiewohl bei der weithinaufgehenden Verwachsung schließlich Bestimmtes über die Grenze der einzelnen am Aufbau der Hülle beteiligten Blätter garnicht ausgemacht werden kann. Gekünstelt und unvorstellbar müßte wohl im Gegensatz hierzu die Meinung erscheinen, daß nur die drei inneren, so schwach ausgebildeten Involukralblätter für die Bildung eines so ansehnlichen, massiven Organs, wie die Drüsentasche es ist, allein verantwortlich gemacht werden sollten, wiewohl die Dreiteiligkeit der letzteren damit in Uebereinstimmung stünde. Um mir nun bessere Klarheit über diesen Punkt zu verschaffen, suchte ich wieder, den Gefäßbündelverlauf des Involukrums genau festzustellen und zwar auf folgende Weise: Zunächst löste ich von einem vorher aufgeweichten Cyathium von Pedilanthus ramosissimus vorsichtig die beiden großen Involukralblätter mit einem Teile der Drüsentasche derart ab, daß die vier Drüsen an dem Präparat verblieben. Diese unvollständige Hülle machte ich dann durch Einlegen in Eau de Javelle durchsichtig, sodaß der Gefäßbündelverlauf bis in seine feinsten Verzweigungen hinein wahrnehmbar wurde. Mit dem Präpariermikroskop und dem Zeichenapparat wurde dann das in Fig. 7 wiedergegebene Bild entworfen. Wenn auch die Hauptbündel von den Nebensträngen nicht zu unterscheiden waren, da sich die fünf Fibrovasalstränge des Cyathiumstieles schon sehr bald nach Eintritt in das Involukrum verzweigen und auflösen, so konnte doch erkannt werden, daß ein Teil der Gefäßbündel auf der einen Seite der großen Involukralblätter eine deutliche Umbiegung zur

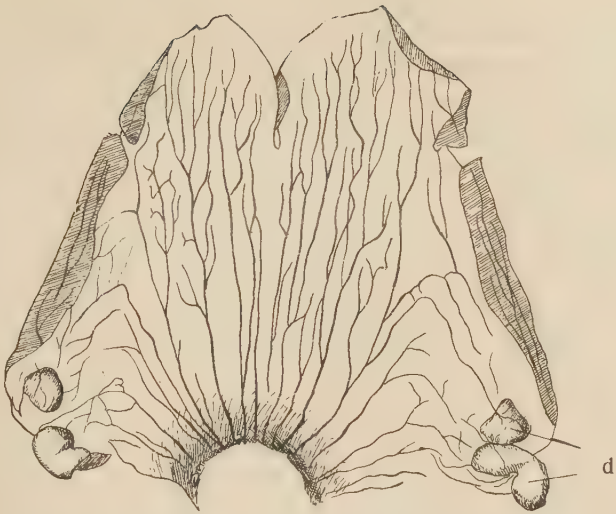

Fig. 7. Die beiden äußeren Involukralblätter mit der Uebergangszone zur Drüsentasche, in Eau de Javelle durchsichtig gemacht, um den Gefäßbündelverlauf zu zeigen (siehe S. 28); d Drüsen.

Drüsentasche herab zeigten. Damit ist festgestellt, daß die beiden äußeren Involukralblätter zur Ausgliederung der Drüsentasche beitragen. Daß auch die schmalen, inneren Blätter an der Innervierung dieses Organs beteiligt sind, war schon dargelegt. Die Verteilung des Anteiles der äußeren und inneren Hüllblätter an der Versorgung der Drüsentasche mit Gefäßbündeln ist dabei wohl so zu denken, daß diese die innere, jene dagegen die äußere der im Ansatzbezirk der Drüsentasche noch unterscheidbaren Schichten innerviert. Ob man vielleicht in der deutlichen Dreibuchtigkeit der Drüsentasche einen genetischen Zusammenhang mit den drei inneren Involukralblättern, in der nicht minder deutlichen Spaltbarkeit der Klappe aber gleichzeitig die Einwirkung der beiden äußeren Hüllblätter erblicken könnte, möchte ich indessen dahingestellt sein lassen. Jedenfalls ist durch die angeführten Untersuchungen klargestellt, daß die Drüsentasche von Pedilanthus weder ein selbständiges, den anderen äquivalentes Involukral-

blatt ist, noch als ein den petaloiden Anhängseln von Euphorbia marginata homologes Gebilde oder als eine Ausgliederung nur der drei inneren Hüllblätter aufgefaßt werden darf. Sie ist vielmehr als eine Ausgliederung des gesamten Involukrums anzusehen, durch dessen Anwesenheit die Gattung Pedilanthus unter den Euphorbiaceen einzigartig dasteht und sich als die höchst entwickelte, weil am besten an Insektenbesuch angepaßte Euphorbien-Gattung erweist; insofern nämlich, als das Pedilanthus-Cyathium, von seiner Zygomorphie ganz abgesehen, durch die Verlegung der Nektarien in die Tiefe wirkliche Zwitterblüten am vortrefflichsten nachahmt und dementsprechend auch deren Vorteile genießt.

Schließlich suchte ich auch, so weit das Material es zuließ, die ontogenetische Entwickelung des Involukrums zu verfolgen. Dies geschah auf die Weise, daß ich Cyathien verschiedenen Alters, von den jüngsten, die mir erreichbar waren, bis zu vollentwickelten fortschreitend, mit der Lupe des Präpariermikroskops betrachtete und die Befunde, wie auf Tafel II Fig. 2 bis 6, aufzeichnete. Nach den dabei gemachten Beobachtungen scheint die Drüsentasche schon ziemlich frühzeitig angelegt zu werden. Bereits auf den jüngsten Stadien, die das Material aufwies (Fig. 2), ist dieses Organ so weit ausgebildet, daß Drüsen und innere Involukralblätter von ihm verdeckt waren. In der weiteren Entwickelung folgt dann die Drüsentasche in ihrem Wachstum nicht mehr den emporstrebenden Involukralblättern, die allmählich sich sämtlich über den Rand der Drüsenklappe erheben, sondern sie verlegt ihr Wachstum vielmehr an die Stelle der Ausbuchtung, indem sie diese immer weiter nach außen in der Richtung der Symetrieebene des Cyathiums schiebt, bis sie schließlich bei Pedilanthus Orstedii ein Maximum erreicht, dem die Drüsentasche von Pedilanthus ramosissimus bei weitem nicht gleichkommt. Der frühzeitigen Anlage dieses eigentümlichen Organes nach erscheint es nunmehr verständlich, wenn Baillon dazu verführt wurde, es für das zuerst angelegte Blatt seines „Kelches“ zu halten, wiewohl nach der Bemerkung,

die Eichler über die Ansicht dieses Forschers auf S. 393 seiner „Diagramme“ macht, Baillon selbst an anderer Stelle diesen „Sporn“ ebenfalls als einen nachträglichen Auswuchs entstehen läßt, eine Ansicht, die allerdings zu der in seiner „Etude générale“ niedergelegten im schroffsten Gegensatz steht.

Wenn man die Figuren 2 bis 6 auf Tafel II nochmals ins Auge faßt, so wird man ersehen, daß in jungen Cyathien die später so ausgesprochene Zygomorphie noch lange nicht zum Ausdruck kommt, daß vielmehr die jüngsten unter ihnen annähernd Kugelform haben. Die Oberansicht (Fig. 3 Taf. II) zeigt auch, daß die Drüsentasche ungefähr in ihrer Breite mit den äußeren Involukralblättern übereinstimmt, woraus aber für die drei inneren Hüllblätter folgt, daß sie auf dieser Altersstufe in ihrer Gesamtheit ebenfalls noch eine relativ größere Breite einnehmen, als in dem entwickelten Cyathium. Somit wäre hierin vielleicht ein ontogenetisches Merkmal gegeben, welches für die ersten Anlagen der Involukralblätter zu der Erwartung Grund gibt, daß die letzteren nahezu als gleichwertig in ihrer Größe in die erste Erscheinung treten. Dann müßte sich allerdings sehr bald eine ungleichmäßige Entwickelung geltend machen, die wohl so zu denken ist, daß die drei inneren Involukralblätter nur noch in die Länge, aber nicht mehr in die Breite wachsen, während dafür die beiden äußeren Hüllblätter rasch an Größe, vor allem auch an Breite zunehmen, die Drüsentasche aber in der oben charakterisierten Weise mit der Ausbuchtung nach außen strebt, sodaß auf diese Weise aus einer ursprünglich wohl aktinomorphen Anlage die an entwickelten Cyathien so ausgeprägte Zygomorphie zustande kommt.

Nachdem ich im Vorstehenden die Untersuchungen eingehender angeführt habe, die mich zu der soeben gegebenen morphologischen Deutung der Drüsentasche und der Zygomorphie des Pedilanthus-Cyathiums überhaupt geführt haben, leite ich nunmehr ein Diagramm der Pedilanthus-Inflorescenz aus den betrachteten Verhältnissen ab, wie es in der Fig. 8 auf Taf. II wiedergegeben ist. Zu diesem Zwecke gibt die Fig. 7 auf

Taf. II zunächst einen idealen Querschnitt durch das Cyathium von Pedilanthus Orstedii mit aufgeklappter Drüsentasche, um die Lage der vier Drüsen zu zeigen. Von dieser Figur ausgehend ist das Diagramm gezeichnet, das dieselbe Anordnung im Grundplan aufweist, wie etwa das Diagramm von Euphorbia Peplus (Eichler, Diagramme Fig. 154) nur, daß den bei Pedilanthus vorhandenen Besonderheiten Rechnung getragen ist: Es sind die drei hinteren Involukralblätter schmaler als die beiden vorderen, und auf der Seite dieser drei hinteren Blätter liegt die Drüsentasche, die mir in der geschehenen Weise einzutragen zweckmäßig erscheint. Die Drüsen liegen, wie bei anderen Euphorbiaceen, an den Stellen, wo die einzelnen Involukralblätter miteinander verwachsen sind. Die weibliche Blüte legt sich in gewohnter Weise nach vorn über die drüsenfreie Lücke zwischen den äußeren Involukralblättern. Auffallend muß aber zunächst bei Betrachtung der auf Taf. II gezeichneten Fig. 7 die tiefe Lage der Drüsen erscheinen; dies ist aber nicht so schwierig zu erklären, wie es vielleicht auf den ersten Blick scheint. Wenn schon andere Euphorbia-Arten die Spitzen ihrer Involukralblätter weit über die Drüsen hinauswachsen lassen, sodaß die letzteren fast in halber Höhe des Involukrums liegen, (vgl. Baillon's Figur von Euphorbia Lathyris[1]), so ist dies bei Pedilanthus noch eher verständlich, weil die drei inneren Involukralblätter schon sehr tief spalten, sodaß die Drüsen schon dadurch eine höhere Lage unmöglich einnehmen können. Nun ist es interessant zu beobachten, wie bei Pedilanthus ramosissimus die Drüsen noch nicht soweit herab und der Umbiegungsstelle der Taschenwand zu gerückt sind, wie dies bei Pedilanthus Orstedii der Fall ist (vgl. die Fig. 4 auf Taf. I mit Engler-Prantl III. 5. Fig. 68 H). Es muß demnach wohl die Stelle, wo die drei inneren Blätter ihren Zusammenhang miteinander und mit den beiden äußeren Involukralblättern aufzugeben beginnen, bei Pedilanthus Orstedii tiefer liegen, als bei P. ramosissimus; und gerade die erstere Spezies ist es, welche eine dreiteilige Drüsentasche aufzuweisen hat. Betrachten wir nun in dem gezeichneten Diagramm (Taf. II Fig. 8)

[1] Baillon: Histoire des Plantes Tôme V, p. 106 Fig. 144 A.

die inneren Verhältnisse, so muß man bemerken, daß die Zygomorphie des Involukrums nicht ohne Einfluß auf die innere Anordnung des Cyathiums geblieben ist. Es zeigt sich nämlich, daß die weibliche Blüte nicht mehr im Zentrum des inneren Raumes steht, sondern nach der Wandgegend desselben gerückt ist, über welche sie sich im entsprechenden Alter hinüberneigt. Damit zusammenhängend haben diejenigen beiden Wickel männlicher Blüten, welche zwischen dem Gynöceum und dieser Wandgegend stehen, je eine Blüte weniger aufzuweisen, als die drei der Drüsentasche zugekehrten Wickel, und zwar enthalten bei Pedilanthus Orstedii die letzteren je sechs, die ersteren je fünf, bei P. ramosissimus diese fünf, jene nur vier männliche Blüten. Für beide Spezies aber gilt, wenn man die leicht abzuzählende Summe aller im Cyathium stehenden männlichen Blüten als bekannt annimmt und mit Σ bezeichnet, mithin die gemeinsame Beziehung: $\Sigma = 3x + 2(x - 1)$, wobei x die Anzahl der Blüten der drei reicheren Wickel, $x - 1$ die der beiden ärmeren Wickel bezeichnen soll. Beim Abzählen der männlichen Blüten findet man für Pedilanthus Orstedii $\Sigma = 28$ und für P. ramosissimus $\Sigma = 23$. Setzt man diese Werte nacheinander in die obige Gleichung ein, so erhält man die schon angegebenen Anzahlen männlicher Blüten, die in den einzelnen Wickeln stehen. Eine Unregelmäßigkeit dieser Art hat auch das Diagramm Baillon's (Pl. III Fig. 11) aufzuweisen; doch würden die dort angebrachten Verhältnisse wenigstens für die in vorliegender Arbeit behandelten Pedilanthus-Arten durchaus falsch sein, denn Baillon läßt die drei dem „Sporn" zugekehrten „Staubgefäß"gruppen je ein „Staubblatt" weniger enthalten als die beiden anderen Gruppen; auch ist einer exzentrischen Stellung des Gynöceums keine Erwähnung getan. Eine weitere Eigentümlichkeit, die aber nicht mit der Zygomorphie des Involukrums im Zusammenhange steht und auf welche ich weiter unten noch einmal zurückzukommen habe, ist die wechselnde Stellung der Fruchtblätter innerhalb des Bauplanes des Cyathiums, von der ich hier nur sagen möchte, daß sie durch die punktierte Linie im Diagramm angedeutet sein soll (Taf. II Fig. 8).

b) Das Cyathium als Infloreszenz.

Die Frage, ob die Auffassung des Cyathiums als Einzelblüte oder als Blütenstand die richtige sei, ist schon längst entschieden, und es hätte eigentlich keinen Sinn, sie nochmals aufzuwerfen. Doch die Gattung Pedilanthus mit ihren so außerordentlich blütenähnlichen Cyathien fordert geradezu heraus, die Blütenstandsnatur auch für ihre, so ganz und gar von den übrigen Euphorbiaceen-Cyathien abweichend gestalteten Infloreszenzen nachzuweisen. Da nun im Vorausgegangenen gezeigt wurde, daß die Gattung Pedilanthus den gleichen Bauplan in ihren Cyathien verwirklicht, wie es die übrigen Euphorbiaceen auch tun, so kann ich mich ohne Bedenken an die Ausführungen anlehnen, die aus diesem Anlaß über die anderen, nicht zygomorphen Euphorbiaceen erschienen sind.

Zuerst möchte ich wieder Eichler zitieren, der in seinen „Diagrammen“ pag. 387 in knapper und übersichtlicher Weise die Punkte anführt, welche die Auffassung des Cyathiums als Infloreszenz zu stützen geeignet sind und die ich hier nur in der Art einer Uebersicht aufzuzählen nötig habe, da sie ja allgemein bekannt sind:

1. Die Analogie der Gattungen mit Anthostema, einer Gattung mit einem deutlichen Perigon an der Artikulationsstelle der männlichen Blüten.
2. Diese Artikulation der „Staubgefäße“ selbst.
3. Auftreten eines Perigons am Grunde des Fruchtknotens bei manchen Arten.
4. Ungleichmäßiges Verhalten des oberen und unteren Teiles der männlichen Blüten (z. B. Behaarung des unteren, während der obere kahl ist).
5. Antholytische Vorkommnisse, dadurch charakterisiert, daß die ausnahmsweise getrennten und auseinander gerückten Hüllblätter die „Staubgefäße“ in ihren Achseln behalten.
6. Die Entwickelungsgeschichte.
7. Die strenge Diklinie sämtlicher übrigen Euphorbiaceen, ohne Cyathien, widerspricht der Auffassung als Zwitterblüte.

Am eingehendsten hat sich wohl Warming[1] über die richtige Interpretation des Cyathiums ausgelassen. Bezüglich des vierten der oben angeführten Punkte „Ungleichmäßiges Verhalten des oberen und unteren Teiles der „Staubgefäße“ läßt nun dieser Forscher aber nur diesen Unterschied hinsichtlich der Behaarung gelten, während er einen solchen hinsichtlich des Wachstums, welchen Brown und Roeper konstatiert haben wollten, nicht anerkennt. S. 390 schreibt Warming nämlich: „Ich muß Payer und Baillon gegenüber von Rob. Brown und Roeper Recht geben, wenn die ersteren behaupten, daß kein Unterschied in der Entwickelung des oberen und unteren Teiles des durch die Artikulation in zwei Teile geschiedenen Staubfadens vorhanden ist. Nach Rob. Brown, dem Roeper beistimmt, ist die Anthere zuerst auf dem schon ganz entwickelten Pedicellus „sitzend“ und erst später entwickelt sich das „Filamentum“ zwischen dieser mit Artikulation markierten Stelle und der Anthere. Die Artikulation müßte sich demzufolge zuerst ganz oben unter der Anthere zeigen und der untere Teil des Staubfadens müßte im Anfang um ein Beträchtliches größer als der obere sein. Ich muß gestehen, daß ich es nicht so finden konnte; nach genauen Messungen hat es sich mir vielmehr ergeben, daß die Artikulation sich immer in ca. $^1/_2$—$^2/_3$ Höhe des Trägers bildet; während aber das „Filamentum“ somit Anfangs = $^1/_2$—$^1/_3$ des ganzen Trägers ist, mißt es schließlich (obgleich natürlich absolut größer geworden) nur $^1/_4$—$^1/_5$ desselben, ist also relativ kürzer geworden; das Gegenteil von dem, was Rob. Brown und Roeper angeben.“

Durch diese Stelle in Warming's Schrift angeregt, betrachtete ich die männlichen Blüten der mir zur Untersuchung vorliegenden Pedilanthus-Arten genauer. Ein Behaarungsunterschied der beiden Teile, wie bei den männlichen Blüten

[1] Warming: Ueber die Entwickelung des Blütenstandes von Euphorbia Flora 1870 pag. 385.

von Pedilanthus tithymaloides (Engler-Prantl III. 5 Fig. 68 I) war bei keiner der untersuchten Spezies zu konstatieren; beide Arten hatten am oberen und unteren Teile vollkommen nackte männliche Blüten. — Uebrigens möchte ich an dieser Stelle die schon genannte Fig. 68 I im Engler-Prantl dahin berichtigen, daß die Behaarung, die für den oberhalb der Artikulation gelegenen Teil eingezeichnet ist, laut De Candolle's Prodromus, dem unteren Teile der männlichen Blüte zukommt — Der Unterschied beider Teile aber, den ich immer konstatieren konnte, war nun tatsächlich ein solcher des Wachstums. den Payer, Baillon und auch Warming bestreiten, den aber Brown und Roeper festgestellt haben wollten. Daß aber, wie die beiden letztgenannten Forscher sagen, sich zuerst der Pedicellus „ganz ausbildet", die Anthere zunächst auf demselben „sitzend sei und sich nachträglich erst das Filament zwischen Pedicellus und Anthere einschiebe, kann für Pedilanthus Orstedii und P. ramosissimus keinesfalls stimmen; denn ganz im Gegenteil zeigt sich hier schon bei ziemlich jungen männlichen Blüten deren Träger noch sehr kurz, also noch lange nicht „ganz entwickelt" ist, das durch eine deutliche Artikulation markierte Filament vollkommen entwickelt. Ganz ebenso muß es wohl Warming bei den von ihm untersuchten Euphorbiaceen gefunden haben, denn von dem, was er oben sagt, trifft folgendes auch für Pedilanthus zu: „Das Filamentum, welches Anfangs = $^1/_2$—$^1/_3$ des ganzen Trägers ist, mißt schließlich nur $^1/_4$—$^1/_5$ desselben." Offenbar ist aber der Beobachtung Warming's das augenfällige Faktum entgangen, daß das oberhalb der Artikulation gelegene Filament schon bei jungen und ganz jungen männlichen Blüten dieselbe Länge zeigt, die es auch bei den ältesten männlichen Blüten hat. Daß meine Beobachtungen auf keiner Täuschung beruht, beweisen die übereinstimmenden Resultate wiederholter Messungen, die ich mit Hilfe des Präpariermikroskops und einer Zeiß'schen Glasskala mit $^1/_2$ mm-Einteilung vornahm und von denen ich hier nur je eine für beide betrachteten Pedilanthus-Spezies in Form einer Tabelle wiedergebe:

	Pedilanthus ramosissimus		Pedilanthus Orstedii	
	ganzer Träger	Pedicellus	ganzer Träger	Pedicellus
2 mm = 1	5	$2^1/_2$	$7^1/_2$	3
	$6^1/_2$	4	9	$4^1/_2$
	8	$5^1/_2$	11	$6^1/_2$
	10	$7^1/_2$	$12^1/_2$	8
	$12^1/_2$	10	$15^1/_2$	11
	Konstante Länge des Filaments	$2^1/_2$ mm / 2	Konstante Länge des Filaments	$4^1/_2$ mm / 2

Schließlich drängt sich damit wohl die Vorstellung auf, daß nicht, wie Brown und Roeper meinen, das Filament sich nachträglich entwickelt, nachdem der Pedicellus schon vollständig ausgebildet ist, sondern daß umgekehrt der Träger sich durch nachträgliches Wachstum zwischen das vollkommen entwickelte Filament und den Grund des Cyathiums einschiebt. Daß dann aber doch — entgegen Payer, Baillon und Warming — ein ungleichmäßiges Verhalten des oberen und unteren Teiles der männlichen Blüte hinsichtlich des Wachstums vorliegt, ist unverkennbar.

Ein Weiteres kam mir bei der Aufstellung des Diagrammes zur Erkenntnis: Als ich mich über die Stellung der Fruchtknotenfächer zu den übrigen Teilen des Cyathiums orientieren wollte, fiel es mir auf, daß, wie schon weiter oben dargetan wurde, diese Stellung keine fixierte ist, daß vielmehr bald ein Carpell, bald die beiden anderen der Drüsentasche zugekehrt waren, sodaß ich dies auch in meinem Diagramm zu vermerken mich genötigt sah. — Im Einklange damit stehen übrigens interessante Beobachtungen, die ich bereits beim Entwurf der Habitusbilder zu machen Gelegenheit hatte, über die ich aber erst im Verlauf meiner Untersuchungen zu voller Klarheit kam: Eine Anzahl der vielen fast reifen drei-

fächrigen Kapseln zeigte nämlich eine ungleichmäßige Ausbildung ihrer Fächer. Während eines derselben gut zur Entfaltung gekommen war, zeigten sich die anderen verkümmert. Nun konnte aber in allen diesen Fällen festgestellt werden, daß diese Asymetrie nur an solchen Kapselfrüchten zu beobachten stand, die nur ein einziges Fach der Drüsentasche zukehrten; wohingegen diejenigen Früchte, von denen zwei Kammern nach jener Seite zu lagen, sich stets gleichmäßig ausgebildet zeigten. Die Erklärung für diese Erscheinung könnte man wohl darin erblicken, daß mit dem einen Fruchtfach zugleich auch die zugehörige Narbe nach der Seite der Drüsentasche gerichtet war, mithin nach oben, daß das besuchende Tier (Insekt oder Vogel—Kolibri?—) mit seinem pollenbeladenen Körperteile infolgedessen nur diese eine Narbe gestreift hat, sodaß nunmehr der Grund der ungleichmäßigen Entfaltung in der einseitigen Befruchtung des Gynöceums gegeben war. — Dies wäre also eine Folgeerscheinung der wechselnden Stellung der Fruchtblätter in Cyathium. Ein derartiges Verhalten des Fruchtknotens aber trägt kaum dazu bei, das Cyathium von Pedilanthus als „Einzelblüte“ zu charakterisieren, sondern ist vielmehr bei Annahme einer Infloreszenz einzig und allein denkbar.

Weniger klar und ohne Anspruch auf Geltungswert für die vorliegende Erörterung ist ein anderes Vorkommnis innerhalb des Cyathiums, das ich aber trotzdem auszuführen nicht unterlassen möchte, umsomehr, als dasselbe gleichzeitig noch eine andere Frage streift; nämlich die nach der morphologischen Deutung der zwischen den männlichen Wickeln auftretenden Gebilde, die bald als Trichome, bald als Vor- oder Deckblätter bezeichnet worden sind. Das Cyathium von Pedilanthus Orstedii nun hat ebenfalls solche „Deckschuppen“ aufzuweisen dasjenige von P. ramosissimus dagegen nicht. Daß man es bei ersterer Spezies mit wirklichen Blattgebilden und nicht mit Trichomen zu tun hat, geht meines Erachtens aus der Anwesenheit von Milchröhren in denselben hervor. Noch wichtiger aber erscheint mir die Tatsache, daß

diese wie Trennungswände zwischen den einzelnen Wickeln männlicher Blüten in radialer Richtung stehenden zerschlitzten Blättchen mit ihrem unteren massiven Teil fest mit dem Involukrum verwachsen sind und sonach aus gemeinsamer Anlage mit den Involukralblättern hervorgehen müssen. Die Angaben, welche Payer und Baillon über die in Rede stehenden Organe machen, daß dieselben nämlich sich erst nachträglich als bloße morphologisch bedeutungslose Effigurationen des Cyathiums-Grundes zwischen den einzelnen Wickeln erheben, treffen somit für Pedilanthus Orstedii keinesfalls zu; dies glaube ich ohne Weiteres aus der innigen Verwachsung der Blättchen mit der Hülle schließen zu dürfen. Doch wie wären nun diese eigenartigen inneren Ausgliederungen des Involukrums zu deuten? Von irgend welchen „Nebenblättern“ der einzelnen Hüllblätter kann wohl kaum die Rede sein, da die Laubblätter dieser Pflanze ebenfalls

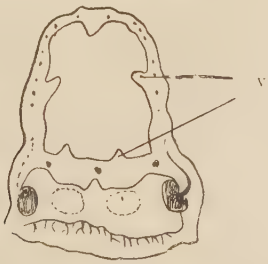

Fig 8. Querschnitt durch das Involukrum von Pedilanthus ramosissimus. Bei v die Vorsprungsleisten, die den Zwischenblättern von Pedilanthus Orstedii homolog sind.

keine Stipulae besitzen. Eine Lösung glaubte ich gefunden zu haben, als ich bei der Untersuchung von Pedilanthus ramosissimus zwar keine solchen Blattgebilde, wohl aber im untersten Teile des Involukrums an entsprechenden Stellen Vorsprungsleisten entdeckte (Fig. 8), die entschieden den Bildungen von Pedilanthus Orstedii homolog sind. Ich meinte infolgedessen nichts anderes vor Augen zu haben, als die ins Innere und zwischen die männlichen Wickel vor-

springenden Ränder der das Involukrum zusammensetzenden Blätter. Wäre dies der Fall und nachweisbar, so dokumentierten sich die Wickel der männlichen Blüten noch deutlicher als Achselsprosse der einzelnen Involukralblätter, da dann gewissermaßen jeder Wickel von den Rändern seines Tragblattes eine Strecke weit umfaßt würde, wie dies die sitzenden Laubblätter dieser Pflanzen mit ihren Achselsprossen tun. (s. Tafel I Fig. 6). Jedoch stellen sich einer diesbezüglichen Beweisführung unüberwindliche Schwierigkeiten in den Weg, und es muß dahingestellt bleiben, welche morphologische Deutung man den „Zwischenblättern" beizumessen hat. Eins aber steht fest, daß nämlich diese Vorsprünge bezw. Blättchen nicht erst nachträglich entstehen, nachdem schon die männlichen Blütenwickel ausgebildet sind, sondern gleichzeitig mit den Involukralblättern angelegt werden. Eine kreisförmige Entstehung der „Staubgefäße" Baillon's, die er mit seinem Lehrer Payer annimmt, und die für eine Einzelblüte auch in der Ordnung wäre, ist hiernach ausgeschlossen. Uebrigens bedarf dieser Punkt auch keiner weiteren Erörterung mehr, da schon Warming mit Bestimmtheit nachgewiesen hat, daß gleichzeitig mit jedem Involukralblatt ein männlicher Blütenwickel als dessen Achselsproß und mit ihm in der $^2/_5$-Folge fortschreitend angelegt wird; und gerade damit ist wohl die Blütenstandsnatur des Euphorbiaceen-Cyathiums ganz allgemein aufs unwiderruflichste nachgewiesen und jeder Zweifel daran ausgeschlossen.

III. Die Samenanlage von Pedilanthus.

a) Der Embryosack.

Die von Modilewski neuerdings gefundene Tatsache, daß bei zwei Vertretern der Euphorbiaceen, nämlich Euphorbia procera und Euphorbia palustris in gleicher Weise das Vorhandensein eines mehrzelligen Archespors mit einem nachherigen 16-kernigen Embryosack zusammentrifft, hat den Euphorbiaceen neuerdings lebhaftes Interesse eingebracht. Allerorten stellt man vergleichende Untersuchungen der Embryosackentwicklung der Euphorbiaceen an, um möglicherweise noch mehrere Spezies ausfindig zu machen, die sich in der gekennzeichneten Eigenart an Euphorbia procera und E. palustris anreihen und Klarheit in die Phylogenie des Embryosackes zu bringen geeignet sind. Wenn es bis jetzt auch noch nicht gelungen ist, weitere Beispiele für die gleiche Anomalität aufzufinden, so haben doch die darauf gerichteten Untersuchungen mancherlei neue und interessante Besonderheiten des Embryosackes von Euphorbia ans Licht gebracht, sodaß es mir geboten schien, auch bei den mir zur Bearbeitung vorliegenden Euphorbiaceen die Entwickelung des Embryosackes genau zu verfolgen; zumal das Material alle möglichen Altersstufen von Cyathien enthielt, sodaß ich mir von den anzustellenden Untersuchungen Erfolg versprechen konnte. An befruchteten, noch nicht zu alten Stadien indessen mangelte es leider. Untersuchungen über die Entwickelung des Embryo, sowie Versuche, Pollenschläuche innerhalb des Obturatorgewebes nachzuweisen, mußten daher für mich ausscheiden. Die ausgeführten Untersuchungen erstreckten sich demgemäß auf die Entwickelung

der Samenanlage, bis zu ihrem befruchtungsreifen Alter, und die Resultate derselben liegen im Folgenden vor:

Zur Färbung der Embryosackkerne bediente ich mich der gleichen Methode, die auch Modilewski zu demselben Zwecke angewendet hatte und die er in einer seiner Abhandlungen[1] näher angibt. Diese Färbemethode zeichnet sich durch große Einfachheit in der Handhabung und durch Zuverlässigkeit aus; ich bekam die gewünschten Verhältnisse jedesmal deutlich zu Gesicht.

Die jüngsten Stadien, die ich untersuchte, mußten bereits die Vermutung nahelegen, daß der Pedilanthus-Embryosack — es war diesmal nur Pedilanthus ramosissimus zu Untersuchungen geeignet — den normalen Entwicklungsgang einhält. Ein Archespor mit mehreren Zellen enthält die junge Samenanlage nicht, vielmehr liegt in ziemlicher Tiefe unter dem Nucellusscheitel die einzige Archesporzelle (Fig. 9), aus

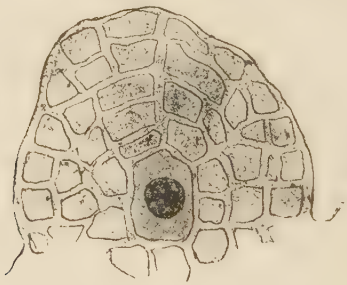

Fig. 9. Archesporzelle.

welcher sich, wie die Figuren 10, 11, 12 und 13 belegen können in normaler Weise der Embryosack entwickelt. Als Besonderheit hervorzuheben wäre vielleicht nur, daß die Tetradenteilung keine vollständige ist, sondern nur drei Zellen als Ergebnis derselben auftreten, von denen die beiden oberen, zu stark färbbaren Kappen degeneriert, noch lange

[1] Modilewski: Zur Embryobildung von Euphorbia procera, Ber. d. dtsch. bot. Gesellsch. 1909 pag. 21.

Zeit dem jungen Embryosack aufgelagert erscheinen. (Fig. 11 und 12.) Hat dessen Entwickelung jedoch mit der Bildung des Eiapparates ihr Ende erreicht, so fällt es auf, daß man vergeblich nach den Antipoden sucht, die offenbar sehr bald

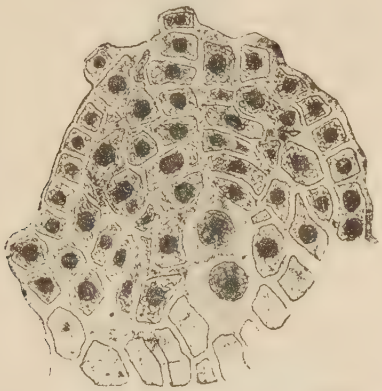

Fig. 10. Archesporzelle in zwei Zellen geteilt.

Fig. 11. Fig. 12.

Fig. 11. Unvollständige Tetradenteilung. Die untere Zelle ist der junge Embryosack mit dem primären Kern.

Fig. 12. Vierkerniges Stadium des Embryosackes. Die beiden oberen Tetradenzellen sind zu starkfärbbaren Kappen degeneriert.

degenerieren. Auch das einzige Mal, wo ich am unteren Ende des ausgewachsenen Embryosackes zwei Kerne beobachtete, (Fig. 13) blieb ich über deren tatsächliche Zugehörigkeit zum Embryosack im Zweifel, da dieselben in

Form und Anordnung den unteren Zellkernen des Nucellus außerordentlich ähnlich waren. Da ich diesen Mangel des Antipodialapparates zunächst auf die vielleicht nicht ausreichende Fixierung und auf die damit zusammenhängende

Fig. 13. Befruchtungsreifes Stadium des Embryosackes. Die Fig. 13 ist eine Teilfigur der Fig. 14.

Schrumpfung des Embryosackes schob, weichte ich die Samenanlagen zunächst in Wasser auf und brachte sie erst dann wieder zum Schneiden, nachdem ich sie durch die üblichen Alkoholstufen geführt hatte. Aber auch auf den nun etwas weniger geschrumpften Schnitten vermißte ich wiederum die Antipoden. Ueberzeugt von der Richtigkeit meiner Beobachtung wurde ich aber, als ein anderer Forscher dieselbe Eigentümlichkeit auch an Pedilanthus tithymaloides beobachtete. Als ich nämlich gerade meine Untersuchungen abgeschlossen hatte, erschien von W. Arnoldi[1] eine Abhandlung, in welcher dieser Autor über die genannte Pedilanthus-Spezies Mitteilungen macht, die mit den vorliegenden Ergebnissen meiner Untersuchungen vollständig übereinstimmen, sodaß sich eine wörtliche Anführung erübrigt. Erwähnt könnte höchstens werden, daß Arnoldi nichts

[1] W. Arnoldi: Zur Embryologie einiger Euphorbiaceen. Petersburg 1912.

von einer unvollständigen Tetradenteilung erwähnt. Seine Fig. 16 jedoch zeigt in Uebereinstimmung mit den von mir beobachteten Fällen ebenfalls nur drei Tetradenzellen. Ueber das Fehlen der Antipoden äußert sich Arnoldi am Schluß seiner Arbeit: „Es ist unzweifelhaft, daß die unvollständigen Embryosäcke von Ceramanthus, Codiaeum, Pedilanthus, Glochidion nichts, als reduzierte, durch Unterdrückung des Antipodalendes des Embryosackes zustande gekommene Bildungen sind".

Gewiß kommen Abweichungen vom typischen Verhalten des Embryosackes in großer Zahl auch anderwärts vor, — so stimmen z. B. Balanophora-Arten, Helosis, Limnocharis, Cypripedium, Podostemonaceae, Oenotheraceae laut H. v. Wettstein[1] im Mangel der Antipoden mit den von Arnoldi genannten Euphorbiaceen-Gattungen überein —, und man muß sehr vorsichtig sein, diesen Vorkommnissen phylogenetische Bedeutung zu- oder abzusprechen. Wenn man sich aber dessen erinnert, daß H. v. Wettstein[1] die Auffassung Porseh's für die zur Zeit bestbegründete hält, „nach der im typischen Falle (8kerniger Embryosack) im Embryosack zwei Archegonien vorhanden sind, sodaß der ganze weibliche Gametophyt der Gymnospermen auf zwei Archegonien reduziert erscheint" —, derart, daß Eizelle, Synergiden und ein Polkern genetisch zu dem einen Archegonium, die drei Antipoden und der zweite Polkern zum anderen Archegonium gehören —, und wenn man ferner bedenkt, daß sich die Gattung Pedilanthus in der eigenartigen Ausgestaltung ihrer Cathien als die höchst entwickelte, weil bestorganisierte Euphorbiaceen-Gattung erweist, so könnte man doch vielleicht geneigt sein, dieser „Unterdrückung des Antipodal-Endes des Embryosackes" (Arnoldi), allerdings noch mit großer Vorsicht, die Frage beizufügen, ob ihr nicht doch vielleicht einige phylogenetische Bedeutung beizumessen sei.

[1] H. v. Wettstein: Handbuch der systematischen Botanik. 1911.

b) Der Obturator und die Caruncula.

Ganz kurz fassen kann ich mich nun bei der Betrachtung des Obturatorgewebes, dessen Verhalten mit demjenigen von Arnoldi bei Pedilanthus tithymaloides beschriebenen sich vollkommen deckt (Fig. 14). Der Obturator wächst auch bei Pedilanthus ramosissimus schnell heran, um im befruchtungsreifen Stadium des Embryosackes, welches die Fig. 14 zeigt (die Fig. 13 ist eine Partialzeichnung der Fig. 14), den ganzen Raum, der über der Samenanlage freibleiben würde, auszufüllen, mit seinen langgestreckten, schlauchförmigen Zellen durch die Mikropyle einzudringen und den Scheitel des Nucellus zu umfangen. Dieser letztere ist, wie die Fig. 14 zeigt, in eine Spitze ausgezogen, die in der Mikropyle den eben eintretenden Obturatorschläuchen begegnet. Von den vier von J. Schweiger[1] unterschiedenen Fällen der Obturatorentwickelung trifft somit für Pedilanthus ramosissimus der erste zu. Der die Mikropyle umgebende Rand des äußeren Integumentes zeigt sich wulstförmig verdickt (Fig. 14), sodaß er also einen Ringwall um die Oeffnung bildet. Dieser, also dem äußeren Integument zukommende Ringwall ist nun nach J. Schweiger nichts anderes, als die Anlage der Caruncula, deren weitere Entwickelung der genannte Forscher für andere Euphorbiaceen folgendermaßen beschreibt: „Mit eingetretener Befruchtung ändert sich die Stellung des Organs. Es beginnt eine auffallend rasche Anschwellung desselben einzutreten, der Kanal schließt sich, von der Rückseite der Samenanlage schiebt sich das äußere Integument über die Mikropyle her und die Caruncula wird dadurch mehr auf die Bauchseite verlagert. Mit ihrem breitesten Umfang legt sie sich den Wandungen der Fruchthöhlung an und liegt schließlich keilförmig zwischen Placenta und dem oberen Teile des Samens, auf dem Funiculus mit ihrem unteren Teile. Die Caruncula zwängt sich wie ein Keil ein, und durch die Spannung wird eine Loslösung des Samens von der Plazenta ermöglicht, bzw. erleichtert."

[1] J. Schweiger: Beiträge zur Kenntnis der Samenentwickelung der Euphorbiaceen. Flora 1905. 94. pag. 339.

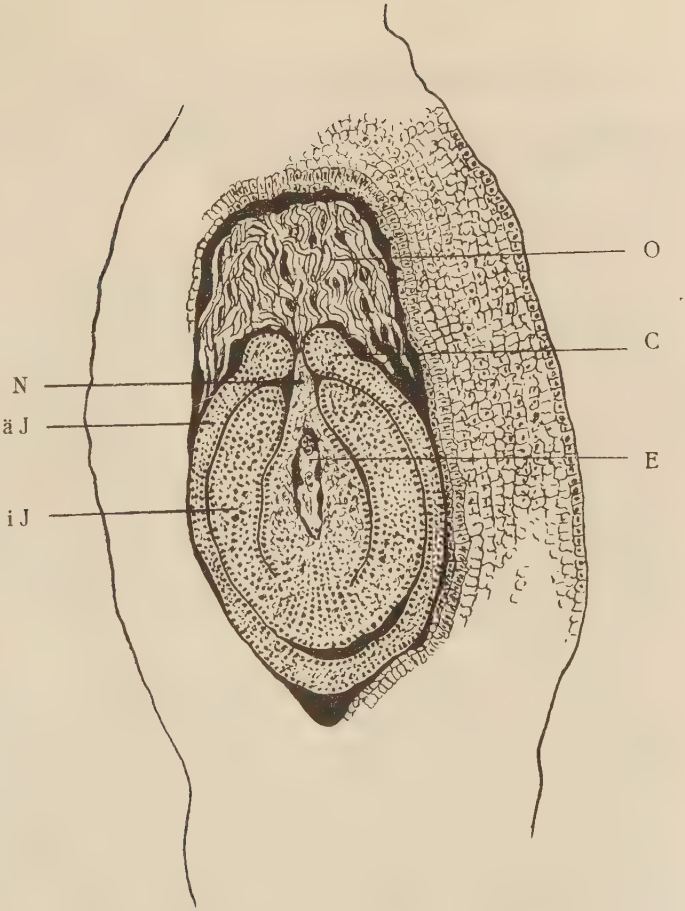

Fig. 14. Längsschnitt durch den Fruchtknoten von Pedilanthus ramosissimus.

O = Obturator; C = Ringwulst, welchen das äußere Integument (ä J) um die Mikropyle bildet und welcher später die Caruncula darstellt; N = Nucellusspitze, welche weit in die Mikropyle ragt; i J = inneres Integument; E = Embryosack im befruchtungsreifen Stadium.

Zusammenfassung der Resultate.

1. Pedilanthus ist eine xerophytische Euphorbiaceengattung, deren Blätter durch das Vorkommen reduzierter Spaltöffnungen ausgezeichnet sind.
2. Die Drüsentasche des Cyathiums von Pedilanthus ist kein selbstständiges, den andern Involukralblättern äquivalentes Blattgebilde und den petaloiden Drüsenanhängseln von Euphorbia marginata u. a. Euphorbiaceen nicht homolog. Die Gattung Pedilanthus steht vielmehr in der zygomorphen Ausgestaltung ihrer Cyathien einzig unter den Euphorbiaceen da und darf als die biologisch höchst entwickelte, weil am besten an Insektenbesuch angepaßte Euphorbiacee gelten.
3. Wachstumsverschiedenheiten der einzelnen Teile der männlichen Blüten und die wechselnde Stellung des Gynöceums innerhalb des Cyathiums sprechen dafür, daß auch das so blütenähnliche Cyathium von Pedilanthus als Infloreszenz zu deuten ist.
4. In der Unterdrückung des Antipodialapparates stimmt Pedilanthus ramosissimus mit P. tithymaloides überein. Falls man wegen der ausgezeichneten Anpassung ihrer Cyathien an Insektenbesuch die Gattung Pedilanthus als höchstentwickelte unter den Euphorbiaceen anerkennt und in der Verminderung der Kernzahl im Embryosack ein Merkmal des Fortschrittes gegenüber dem typischen, achtkernigen Embryosack erblickt, andererseits mit Modilewski das Auftreten eines Archespors und nachherigen sechzehnkernigen Embryosackes bei Euphorbia procera und E. palustris als ein Kennzeichen primitiven Charakters auffaßt, so sind vielleicht gerade Untersuchungen der schon alten Familie der Euphorbiaceen geeignet, zur Phylogenie des Embryosackes aufklärende Beiträge zu liefern.

Figurenerklärung zu den Tafeln.

Tafel I.

Fig. 1: Habitusbild von Pedilanthus Orstedii. Man sieht die $^1/_2$ Stellung der Blattnarben und Achselsprosse. Verkleinerung etwa $^2/_5$.

Fig. 2: Cyathium von Pedilanthus Orstedii; wenig vergrößert. Seitenansicht.

Fig. 3: Cyathium von Pedilanthus Orstedii. Rückenansicht.

Fig. 4: Cyathien von Pedilanthus Orstedii, in der Symetrieebene gespalten und etwa 8 mal vergrößert. Die Drüsen sind an der Umbiegungsstelle der Drüsentasche inseriert. Die männlichen Blüten zeigen die konstante Länge des Filaments.

Fig. 5: Cyathium von Pedilanthus Orstedii, etwa 8 fach vergrößert und von vorn gesehen, um die Dreiteiligkeit der Drüsentasche und die Zweispaltbarkeit der Klappe zu zeigen.

Fig. 6: Laubblatt mit Achselsproß von Pedilanthus ramosissimus. Man erkennt den kielartig vorspringenden Mittelnerv, die aufrechte Stellung und das Umfassen des Achselsprosses.

Tafel II.

Fig. 1: Zweigende mit einem Dichasium und einem Laubblatt von Pedilanthus ramosissimus in natürlicher Größe.

Fig. 2—6: Entwicklung des Involukrums von Pedilanthus ramosissimus:

Fig. 2: ein noch ziemlich junges Cyathium von noch annähernder Kugelgestalt. Die dem Beschauer zugewendete, in ihrem unteren Teile noch nicht ausgebuchtete Drüsentasche und die unter ihr liegenden 3 inneren Involukralblätter (in der Fig. 2. nicht zu sehen) sind von relativ noch ansehnlicher Breite; die beiden äußeren Involukralblätter überragen die Drüsentasche noch nicht.

Fig. 3: Oberansicht eines nur wenig älteren Cyathiums. Die nach unten gerichtete Drüsentasche und die unter ihr liegenden 3 inneren Involukralblätter, deren Spitzen sichtbar sind, sind noch immer etwa so breit wie je eins der beiden äußeren Involukralblätter.

Fig. 4: Vorderansicht eines älteren Cyathiums. Die Drüsentasche mit den darunterliegenden inneren Involukralblättern ist von den beiden äußeren Hüllblättern bereits an Länge und Breite überholt.

Fig. 5 und 6: Weitere Entwicklung der äußeren Involukralblätter und das Zurückbleiben der Drüsentasche, sowie der inneren Involukralblätter. Fig. 2 bis 5 stark, Fig. 6 weniger stark vergrößert.

Fig. 7: Idealer Querschnitt durch das Cyathium von Pedilanthus Orstedii mit aufgeklappter Drüsentasche, um die Lage der Drüsen zu zeigen.

Fig. 8: Das aus Fig. 7 abgeleitete Diagramm von Pedilanthus Orstedii. Die punktierte Linie im Gynöceum soll die wechselnde Stellung der Carpelle anzeigen, die äußeren punktierten Linien stellen die Drüsentasche dar.

Tafel I.

Fig. 1.

Fig. 2.

Fig. 3.

Fig. 4.

Fig. 5.

Fig. 6.

Tafel II.

Fig. 1.

Fig. 2.

Fig. 3.

Fig. 4.

Fig. 5.

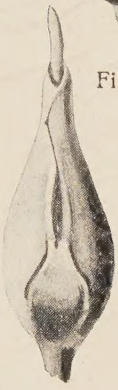

Fig. 6.

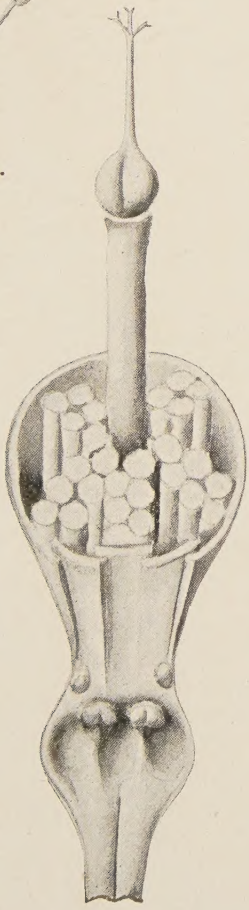

Fig. 7.

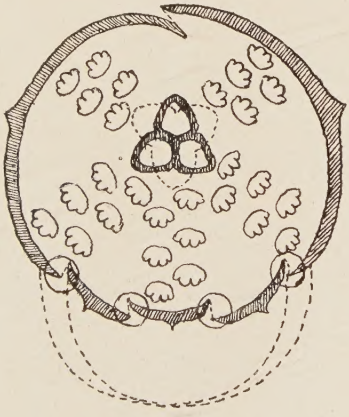

Fig. 8.

Literaturverzeichnis.

Arnoldi, W. Zur Embryologie einiger Euphorbiaceen, St. Petersburg. Akademie der Wissenschaften. 1912 p. 143—145.

Baillon, Étude générale du groupe des Euphorbiacées. Paris 1858. p. 287 und Pl. III.

Benecke, Nebenzellen der Spaltöffnungen. (Bot. Zeitg. 1892 p. 589).

De Candolle Prodromus Systematis naturalis. Paris 1862 Teil XV. p. 5. 6.

Capus, Anatomie du tissu conducteur (Ann. des sc. nat 6. sér. 7. 1878 p. 243).

Eichler, Blütendiagramme. Leipzig 1878. p. 392. 393.

Engler-Prantl, Natürl. Pflanzenfamilien III. 5: Pax: Euphorbiaceae p. 7, Leipzig 1896.

Modilewski J., Zur Embryobildung von Euphorbia procera (Ber. d. dtsch. bot. Gesellsch. 1909 p. 21.)
Weitere Beiträge zur Embryobildung einiger Euphorbiaceen (Ber. d. dtsch. bot. Gesellsch. 1910 p. 413).
Ueber die anomale Embryosackentwickelung bei Euphorbia palustris und anderer Euphorbiaceen (Ber. d. dtsch. bot. Gesellsch. 1911 p. 430).

Payer, Traité d'organogénie comparée de la fleur, Paris 1862.

Porsch O., Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie, Jena 1905.

Schmidt H., Ueber die Entwickelung der Blüte von Euphorbia. (Beih. z. bot. Zentralbl. XXII. Abt. I 1907).

Schweiger J., Beiträge zur Kenntnis der Samenentwickelung der Euphorbiaceen. Flora Bd. 94 1905, p. 339 ff.

Warming, Entwicklung des Blütenstandes von Euphorbia, Flora 1870.

Wetterwald X., Ueber Blatt- und Sproßbildung der Euphorbiaceen und Cacteen.

v. Wettstein H., Handbuch der systematischen Botanik. Leipzig 1911 p. 425.

Lebenslauf.

Am 18. Januar 1888 wurde ich, Arthur, Albert, Alfred Markowski, evangelischer Konfession, zu Halle a. S. als Sohn des Schneidermeisters Johannes Markowski geboren. Nach fünfjährigem Besuch der hiesigen städtischen Mittelschule und darauf folgendem vierjährigen Unterricht an der Mittelschule der Franckeschen Stiftungen, trat ich Ostern 1903 in die Untertertia der Oberrealschule der Franckeschen Stiftungen ein. Die genannte Anstalt verließ ich Ostern 1909 mit dem Zeugnis der Reife, um mich dem Studium der Naturwissenschaften zu widmen. Zu diesem Zweck bezog ich im Sommersemester 1909 die Universität Halle, wo ich zur Zeit noch immatrikuliert bin. Das Examen rigorosum bestand ich am 22. Juli 1912.

Herrn Professor Dr. Karsten, der mir die Anregung zur vorliegenden Arbeit gab und mich bei ihrer Ausführung mit seinen Ratschlägen unterstützte, ebenso Herrn Dr. Pringsheim für seine beratende Hilfe sage ich hiermit meinen besten Dank.